四种乡土珍贵阔叶树种叶功能性状的种内和种间变异

刘朝阳[1]，罗应华[1*]，于瀛[1]，蒙检[1]，杨海菊[2]

（1. 广西大学 林学院，南宁 530004；2. 广西壮族自治区生态环境监测中心，南宁 530028）

摘要：植物功能性状种间性状变异反映不同物种的生活史对策，种内变异反映了同一物种不同个体应对不同环境的性状应答。人工林均一的环境有利于深入分析不同树种种内和种间变异。本研究以南宁良凤江林场的四种乡土珍贵阔叶树种（观光木 *Tsoongiodendron odorum*、红锥 *Castanopsis hystrix*、灰木莲 *Magnolia blumei* 和望天树 *Parashorea chinensis*）为研究对象，对其叶功能性状的种内和种间变异进行研究，结果表明：（1）同一高度的四种植物的大部分叶功能形状差异显著，只有极少数叶功能性状差异不显著。相较于其他三种植物，红锥的叶鲜重、叶厚度、叶面积、叶干重、比叶面积和叶含水率较小，但红锥的比叶重、叶干物质量和叶组织密度较大。（2）不同高度的叶功能性状存在差异，不同的树种差异表现不同。高度对叶功能性状的影响：灰木莲＞望天树＞观光木＞红锥。随着高度的变化，9 种叶功能性状中，叶厚度和叶组织密度表现最稳定，叶面积和叶干重变化较大；比叶面积呈下降趋势，比叶重呈上升趋势。（3）随着树龄的增大，灰木莲的叶功能性状变化最大，红锥的叶功能性状表现最稳定，树龄对叶功能性状的影响：灰木莲＞观光木/望天树＞红锥。9 种叶功能性状中，受到树龄影响最大的是叶厚度和叶组织密度，影响最小的是叶鲜重、叶干重和叶面积；四种树种的叶功能性状随树龄的变化差异显著，但不具有明显规律性。（4）叶干物质量与叶厚度相关性不显著，叶含水率与叶厚度、叶面积、叶干重和比叶重相关性不显著，其余各功能性状存在一定的相关性。

关键词：种内变异，种间变异，变异系数，高度，树龄，相关性，叶功能性状

中图分类号：Q945　　　　　　　　　　**文献标识码：**A

Interspecific and intraspecific variation in leaf functional traits of four local precious hardwood species

LIU Zhaoyang[1], LUO Yinghua[1*], YU Ying[1], MENG Jian[1], YANG Haiju[2]

(1. *Forestry College of Guangxi University*, Nanning 530004, China; 2. *Ecological Environment Monitoring Center of Guangxi Zhuang Autonomous Region*, Nanning 530028, China)

Abstract: Interspecific character variation of functional traits in plants reflects the life history strategies of different species, and interspecific character variation reflects the responses of different individuals of the same species to different environments. The homogeneous environment of plantation is conducive to the in-depth analysis of intraspecific and interspecific

---

基金项目：国家自然科学基金（31200330）；南宁树木园优质用材树种科研项目培育与深化；广西重点研发计划（桂科 AB18050014） [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31200330); Nanning Arboretum High-Quality Timber Tree Species Research Project Cultivation and Deepening; Guangxi Key R & D Program (Guike AB18050014)]。

作者简介：刘朝阳，男，河南安阳人，硕士研究生，研究方向为森林生态学，（E-mail）919656446@qq.com。

***通信作者：**罗应华，博士，副教授，研究方向为生物多样性，（E-mail）66206540@qq.com。

variation of different trees. In this study, the intra - and inter-specific variations of four native and precious hardwood species (*Tsoongiodendron odorum*, *Castanopsis hystrix*, *Magnolia blumei*, and *Parashorea Chinensis*) in Liangfengjiang Forest plantation were studied. The results were as follows: (1) Most of the leaves of four plants of the same height had significant difference in functional shape, but only a few leaves had insignificant difference in functional character. Compared with the other three plants, the red cone has lower leaf fresh weight, leaf thickness, leaf area, leaf dry weight, specific leaf area and leaf moisture content, but the red cone has higher specific leaf weight, leaf dry matter mass and leaf tissue density. (2) There were differences in leaf functional characters at different heights, and the differences in tree species were different. Effects of height on leaf function and traits: *Magnolia blumei*＞*Parashorea chinensis*＞*Tsoongi odendron odorum*＞*Castanopsis hystrix*. As the change of height, nine kinds of leaf functional traits, leaf thickness and leaf density is the most stable performance, leaf area and suggested weight change is bigger. Specific leaf area showed a downward trend, specific leaf weight showed an upward trend. (3) With the growth of the tree age, the leaf functional characters of *Magnolia blumei* changed the most, and the leaf functional characters of *Castanopsis hystrix* were the most stable. Effects of tree age on leaf functional traits: *Magnolia blumei*＞*Parashorea chinensis*/*Tsoongi odendron odorum* ＞*Castanopsis hystrix*. Among the nine leaf functional traits, leaf thickness and leaf tissue density were the most affected by tree age, and leaf fresh weight, leaf dry weight and leaf area were the least affected. The leaf functional traits of the four tree species varied significantly with tree age, but did not show obvious regularity. (4) There was no significant correlation between leaf dry matter quality and leaf thickness, and there was no significant correlation between leaf moisture content and leaf thickness, leaf area, leaf dry weight and specific leaf weight, while there was a certain correlation between other functional traits.

Key Words: intra-specific variation, inter-specific variation, variation coefficient, height, tree age, correlation, leaf function character

植物功能性状是指一切对植物的定居、生存和适应有着重要影响的植物属性, 这些属性对生态系统功能具有显著影响，并能反映出植物对于外在环境的适应策略（刘金环等，2006；马姜明等，2012；刘晓娟和马克平，2015）。在所有的植物性状中，叶功能性状与植株生物量和植物对资源的获取、利用及利用效率的关系最为密切(Westoby, 1998; Vendramini et al., 2002)，与植物个体、群落、生态系统具有密切相关性，可直观反映出不同物种适应环境变化所形成的生存策略（毛伟等，2012）。

植物功能性状变异是指植物在不同群落组织水平和空间尺度下，在自身遗传基因与外部环境共同的共同作用下所产生的变化，其广泛存在于单一植株个体内、种内、物种间和群落间（熊梦辉，2015）。植物功能性状变异主要分为种内变异和种间变异两大类。种间变异包括物种在长期进化过程中形成的稳定的性状特征差异，也与环境筛有关（Cornwell & Ackerly, 2009）。过去，学者们普遍关注种间变异的研究，认为种间变异远大于种内变异（Fajardo & Piper, 2011; Jackson et al., 2013）。但是，近年来，越来越多的研究结果表明：物种间的性状变异研究具有一定的局限性，植物性状的变异，不仅受其稳定性遗传的影响，也会因环境的变化呈现较强的表型可塑性（Albert et al., 2010; Messier et al., 2010;Paine et al., 2011）。Jung et al.（2014）的研究表明种内变异相较于种间变异贡献更大，在植物群落中，种内差异随处可见。

在天然的群落中，环境各因素的空间异质性极其复杂，各种因素的综合作用使得植物功能性状展现出极其复杂的种间种内变异。而人工林群落中环境因子相对均匀，从地表到林冠，光照条件呈现有规律的变化，同一时间种植的林木又为不同树种功能性状种间变异的研究提

供了良好的实验素材。本研究选取了良凤江林场人工种植的四种乡土珍贵树种（观光木 *Tsoongiodendron odorum*、红锥 *Castanopsis hystrix*、灰木莲 *Magnolia blumei* 和望天树 *Parashorea chinensis*），基于个体层次，对其叶功能性状（叶鲜重、叶厚度、叶面积、叶干重、比叶面积、比叶重、叶干物质量、叶含水率和叶组织密度）进行研究，旨在通过相同林龄相同环境条件下探讨不同植物叶功能性状的种间变异，而对于同一个物种，通过对比不同林龄和不同光照条件下，探究植物叶功能性状种内变异，研究结果和研究方法皆具有一定的理论意义，同时，研究结果对于乡土珍贵阔叶树种的人工经验具有一定的指导意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于南宁良凤江林场连山区域（108°15′14″—108°22′22″ E 、22°34′31″—22°46′51″ N）。位于南宁盆地的中部，以低丘地貌为主，有少量的阶地和台地。地势南高北低，北部山岭起伏不大，地形开阔，南部高差较大。最高峰为南部的大药岭，海拔 346.5 m。最低处为近邕江之滨的地带，海拔 80 m，相对高差一般在 80～200 m。坡度一般为 20 °～30 °。斜坡和陡坡林地占 80%以上。地处北回归线以南，属南亚热带南缘季风气候，冬短夏长，冬无严寒，夏无酷暑，水热条件十分丰富。年平均气温 21.6 ℃，1 月均温 12.8 ℃，7 月均温 28 ℃，极端高温 40 ℃，极端低温-1.5 ℃，≥10 ℃的年活动积温 7 600 ℃，年降雨量 1 280 mm，雨量多集中在 5 月至 9 月，占全年降雨量的 71%，无霜期达 342 d，少有冰冻，极适宜林木生长。

1.2 样品采集

2019 年 8 月中旬于研究区选取观光木，红锥，灰木莲，望天树四种乡土珍贵树种，选取的林分具有相似的经营背景（实验样地在 2001 年之前种植马尾松，2001—2012 年种植桉树纯林，之后种植现存树种）。每个树种选取 2012、2014 和 2017 年种植的植株各 3 株（表 1），每株分上、中、下 3 层进行采集，每层采集东西南北 4 个方向的生长良好的当年生小枝各一枝，小枝包括茎、叶两部分，每层小枝分 1 袋装，然后记录，放入保温箱（保持小枝处于新鲜状态）。带回实验室，将其茎叶分离，每层小枝选取 10 片完好无破损叶片。

表 1 研究对象的概况

Table 1 An overview of the research object

树种 Species	科名 Family	属名 Generic	群落类型 Community type	种植年份 Year	树高 Height (mean ±SD)(m)
观光木 *Tsoongiodendron odorum*	木兰科 Magnoliaceae	观光木属 *Tsoongiodendron* Chun	人工林 Plantation	2012/2014/2017	8.1 ±2.6
红锥 *Castanopsis hystrix*	壳斗科 Fagaceae	锥属 *Castanopsis* (D. Don) Spach	人工林 Plantation	2012/2014/2017	9.3 ±4.2
灰木莲 *Magnolia glanca*	木兰科 Magnoliaceae	木莲属 *Manglietia*	混交林 Mixed forest	2012/2014/2017	15.7 ±7.8
望天树 *Parashorea chinensis*	龙脑香科 Dipterocarpaceae	柳安属 *Parashorea* Kurz	人工林 Plantation	2012/2014/2017	5.7 ±3.2

1.3 功能性状的测定

用 CanoScan LiDE 300 扫描仪结合 Photoshop 测定其叶面积（leaf area，LA）。用精度为 0.01 mm 的电子游标卡尺在叶片的前、中、末端（尽量避开叶脉）分别测量叶片厚度（leaf thickness，LT），取平均值作为叶厚度。用电子天平称量叶鲜重（leaf fresh weight，LFW），精确到 0.01 g，将取出的叶片放入 70 ℃烘箱内烘干至恒重后，称量叶干重（leaf dry weigh，LDW）。各性状的计算公式如下：

比叶面积（specific leaf area，SLA，$cm^2\ g^{-1}$）= LA/LDW

比叶重（leaf dry weight，SLW，$g\ m^{-2}$）= LDW/LA

叶干物质含量（leaf dry matter，content LDMC，$g\cdot g^{-1}$）= LDW/LFW

叶含水率（leaf water content，LWC，%）=(LFW – LDW)/LFW ×100%

叶组织密度（leaf tissue density，LTD，$g\ mm^{-3}$）= LDW/(LA ×LT)

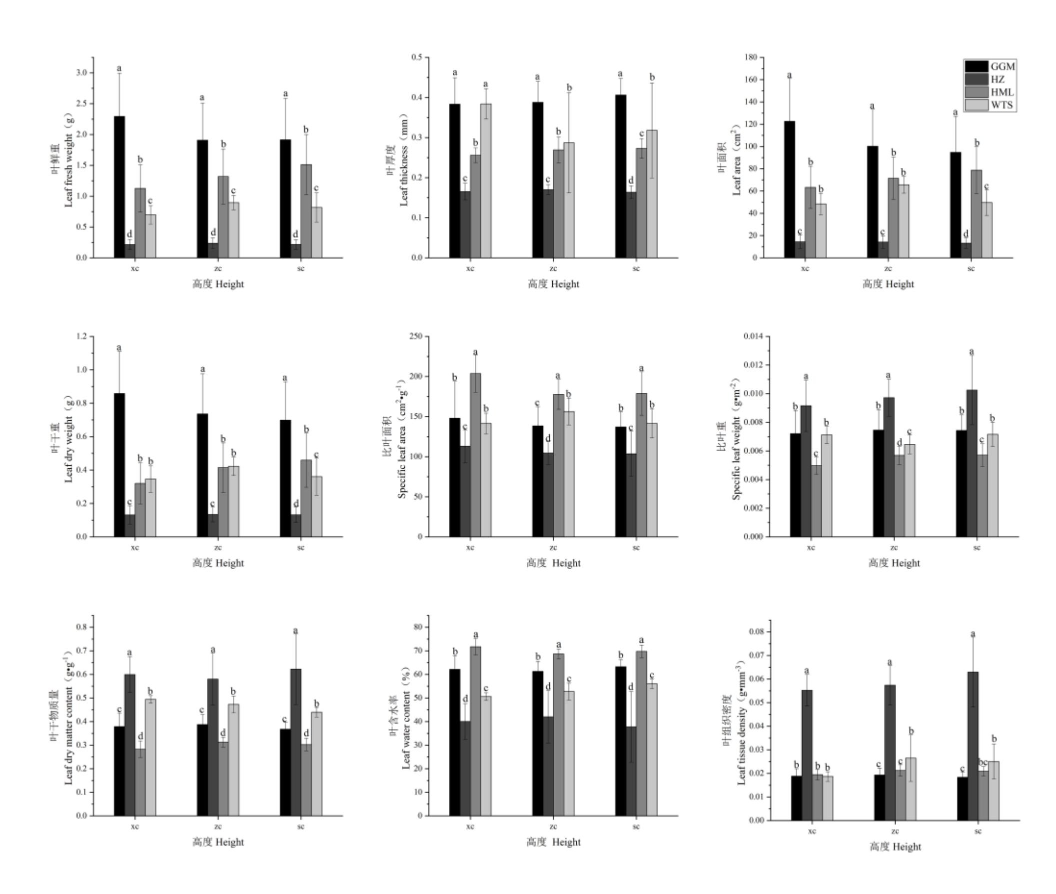
1.4 数据处理

使用 Excel 2010 对数据进行记录和计算，使用 SPSS22.0 软件对其进行单因素方差分析和 Pearson 相关性分析，使用 Origin 2018 软件进行制图。

2 结果与分析

2.1 种间差异分析

通过对同一高度，相同树龄的不同植物叶功能形状进行单因素方差分析，研究结果显示，同一高度的四种植物的大部分叶功能形状差异显著，只有极少数叶功能性状差异不显著。3 个高度层次上，相较于其他三种植物，红锥的叶鲜重、叶厚度、叶面积、叶干重、比叶面积和叶含水率均最小，但红锥的比叶重、叶干物质量和叶组织密度最大。下层叶功能形状中，叶鲜重的变异系数最大（86.56%），叶含水率的变异系数最小（25.85%）；中层叶功能形状中，叶鲜重变化最大（73.55%），叶含水率的变化最小（23.19%）；上层叶功能形状中，变化最大的是叶鲜重（76.74%），变化最小的是比叶面积（27.26%）。植物中层的 9 种叶功能性状的变异系数均小于上、下两个层次。



GGM. 观光木；**HZ**. 红锥；**HML**. 灰木莲；**WTS**. 望天树；**XC**. 下层；**ZC**. 中层；**SC**. 上层。柱状图上的小写字母表示差异性，不同字母表示差异显著（*P*＜0.05）。下同。

GGM. *Tsoongiodendron odorum*; **HZ**. *Castanopsis hystrix*; **HML**. *Magnolia blumei*; **WTS**. *Parashorea chinensis*; **XC**. Lower layer; **ZC**. Middle layer; **SC**. Upper layer. Lower case letters on the bar chart indicate differences, and different letters indicate significant differences ($P < 0.05$). The same below.

图 1 同一高度的不同树种叶功能性状多重比较（LSD）

Fig.1 Multiple comparisons of functional characters of leaves of different tree species of the same height（LSD）

2.2 种内不同高度的叶功能性状变异

研究结果显示，不同高度的叶功能性状存在差异，不同的树种差异表现不同。随着高度的变化，灰木莲的 9 种叶功能性状均差异显著，其中，比叶面积、比叶重、叶干物质量、叶含水率和叶组织密度差异极显著；红锥的叶功能性状中只有叶组织密度差异显著； 四种树种的功能性状受高度影响的表现：灰木莲＞望天树＞观光木＞红锥。9 种叶功能性状中，叶厚度和叶组织密度表现最稳定，分别只有 1 种植物差异显著；叶面积和叶干重变化较大，观光木、灰木莲和望天树均差异显著。9 种功能性状随着高度的升高，比叶面积呈下降趋势，比叶重呈上升趋势；叶鲜重、叶厚度、叶面积、叶干重、叶干物质量、叶含水率和叶组织密度没有明显的变化规律，不同树种的叶功能性状呈现不同的变化趋势（图 2）。

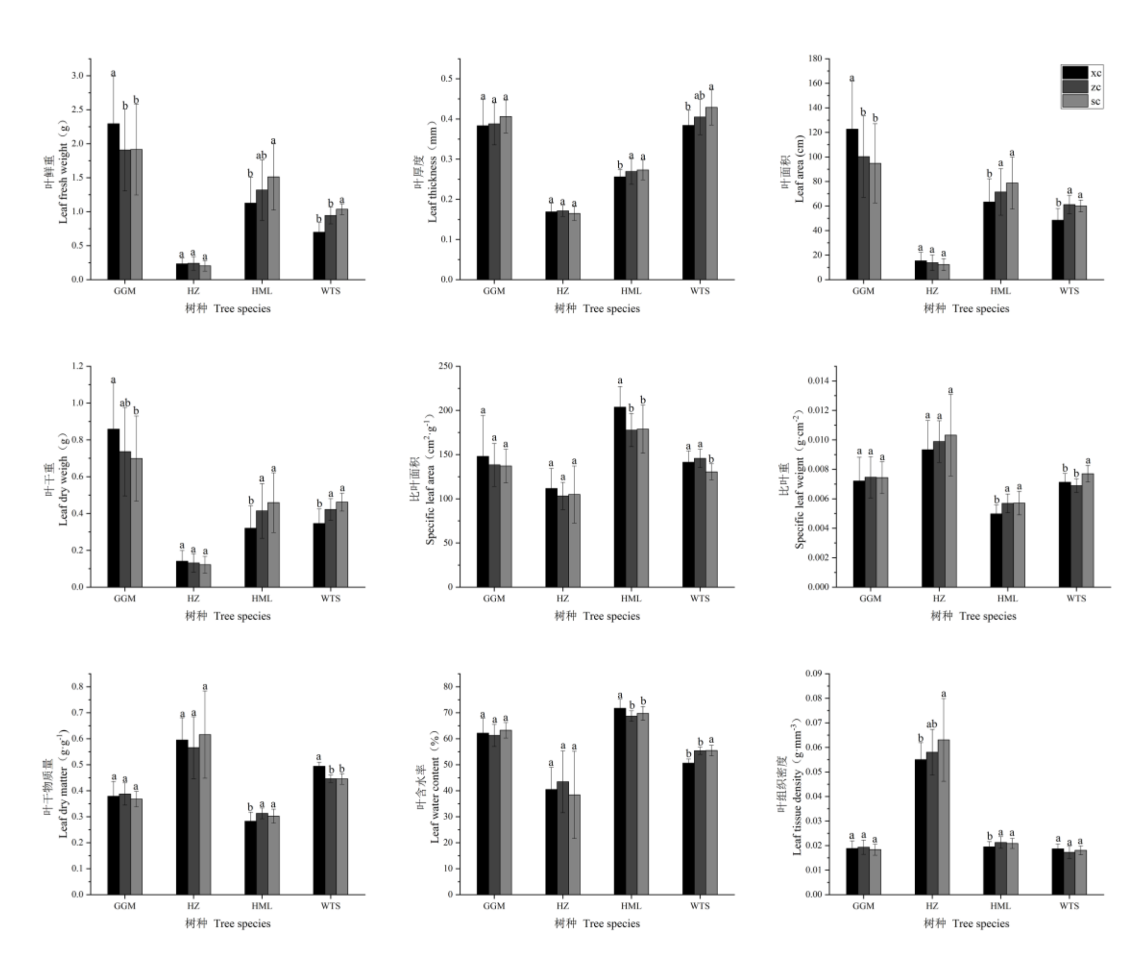


图 2 不同高度叶功能性状多重比较（LSD）

Fig.2 Multiple functional traits of leaves with different height were compared(LSD)

2.3 种内不同树龄的叶功能性变异

随着树龄的变化，四种树种中，灰木莲的叶功能性状变化最大，只有叶面积差异不显著，

其余各功能性状均差异显著；红锥的叶功能性状表现最稳定，只有叶厚度、叶干物质量、叶含水率和叶组织密度差异显著；树龄对叶功能性状的影响：灰木莲＞观光木/望天树＞红锥。9 种叶功能性状中，受到树龄影响最大的是叶厚度和叶组织密度（四种树种均差异显著），影响最小的是叶鲜重、叶干重和叶面积，只有 2 种树种差异显著。由图 3 可知，四种树种的叶功能性状随树龄的变化差异显著，但不具有明显规律性。结合图 2 可知，树龄对叶功能性状的影响大于高度对叶功能性状的影响。

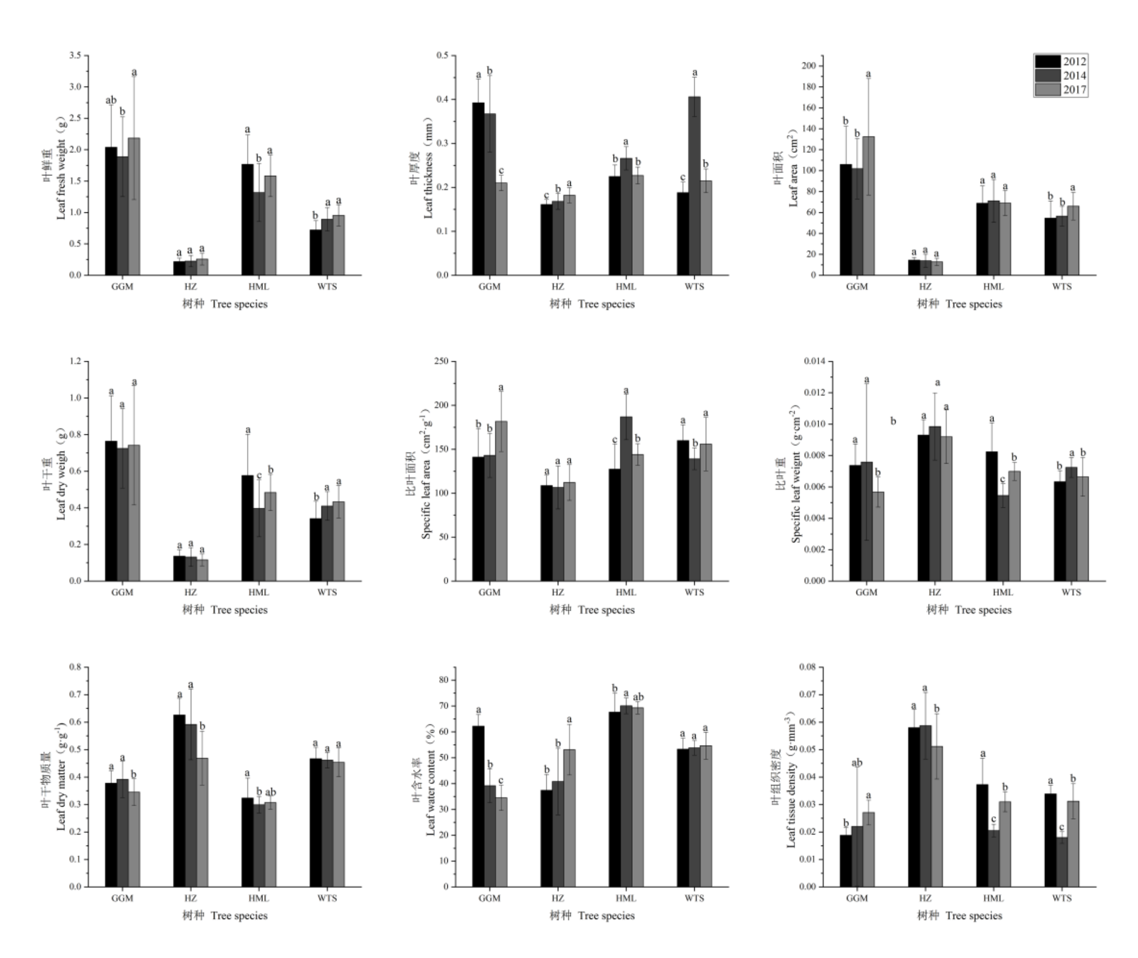


图 3 不同树龄叶功能性状多重比较（LSD）

Fig. 3 Comparison of multiple functional traits of leaves at different tree ages(LSD)

2.4 各功能性状相关性分析

由表 2 可知，叶鲜重与叶厚度、叶面积、叶干重、叶片含水率和比叶面积呈极显著正相关（P＜0.01，下同），与比叶重、叶干物质量和叶组织密度呈极显著负相关；叶厚度与叶面积、叶干重呈极显著正相关，与比叶重、叶组织密度呈极显著负相关，与比叶面积呈显著相关性（P＜0.05，下同）；叶面积与叶干重和比叶面积呈极显著正相关，与比叶重和叶组织密度呈极显著负相关，与叶干物质量呈显著负相关；叶干重与比叶面积呈极显著正相关，与比叶重和叶组织密度呈极显著负相关，与叶干物质量呈显著负相关；比叶面积与比叶重、叶干物质量和叶组织密度呈极显著负相关，与叶含水率呈显著正相关；比叶重与叶干物质量和叶组织密度呈极显著正相关；叶干物质量与叶片含水率呈极显著正相关，与叶组织密度呈极显著负相关；叶含水率与叶组织密度呈显著负相关。

表 2 叶功能性状相关性分析

Table 2 Correlation analysis of leaf functional traits

叶性状 Leaf functional traitst	叶鲜重 Leaf fresh weigh	叶厚度 Leaf thickness	叶面积 Leaf area	叶干重 Leaf dry weight	比叶面积 Specific leaf area	比叶重 Specific leaf weight	叶干物质量 Leaf dry matter content	叶含水率 Leaf water content
叶厚度 Leaf thickness	0.581**							
叶面积 Leaf area	0.946**	0.537**						
叶干重 Leaf dry weight	0.957**	0.622**	0.932**					
比叶面积 Specific leaf area	0.257**	0.085*	0.406**	0.114**				
比叶重 Specific leaf weight	-0.235**	-0.141**	-0.374**	-0.143**	-0.767**			
叶干物质量 Leaf dry matter content	-0.205**	-0.080	-0.105*	-0.088*	-0.140**	0.111**		
叶含水率 Leaf water content	0.106**	0.027	-0.001	-0.002	0.092*	-0.080	-0.974**	
叶组织密度 Leaf tissue density	-0.569**	-0.664**	-0.637**	-0.522**	-0.655**	0.795**	0.148**	-0.095*

注：“*”和“**”分别表示在 0.05 和 0.01 水平相关性显著。

Note：“*” and “**” indicate significant correlation at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

3 讨论和结论

3.1 不同树种叶功能性状种间变异特征

研究结果显示，相同树龄和高度的不同树种叶功能性状差异明显，这反映出植物适应环境采取的策略不同以及植物本身的遗传特性（刘晓娟和马克平，2015）。本研究中，相较于其他三种植物，红锥的叶鲜重、叶厚度、叶面积、叶干重、比叶面积和叶含水率均最小，但红锥的比叶重、叶干物质量和叶组织密度最大。一般而言，叶干物质量和叶组织密度越大，说明植物用于叶片建成的养分投入越大，比叶重越大，植物的储水空间越小，导致叶含水率和比叶面积越小，意味着植物生长较为缓慢。对比四种树种叶功能性状，红锥是变化是最小的，反映出红锥叶功能性状较稳定，说明红锥对于恶劣环境的抵抗能力也较强。

在本研究中，3 个高度层次上，变化最大的叶功能性状均为叶鲜重，这是由于其本身的性质决定的，因为随着其他各功能性状的变化，叶鲜重均会改变，这反映出叶鲜重同其余叶功能性状密切相关。中层和下层叶功能性状中，变化最小的是叶含水率，而上层的叶功能性状中，比叶面积变化最小，这可能是因为人工群落中，中下层的光照相对较弱，因而叶片光合作用产生的水分较少，叶片的蒸腾作用也较弱，所以，叶片的含水率较为稳定。而植物上层的光照条件较好，叶片通过光合作用产生的养分可以满足植物自身的生长和生活需求，不需要再通过改变比叶面积来提升其光合效率，同时，植物上层的蒸腾作用也较强，因此，上层的叶功能性状中，表现最稳定的是比叶面积。

3.2 不同高度的叶功能性状的变异特征

不同高度的叶功能性状存在差异，不同的树种差异表现不同。其中，红锥的叶功能性状中只有叶组织密度在高度梯度上具有显著差异，灰木莲的叶功能性状在高度梯度上均具有显著差异。这可能是由于本研究选取的样地位于同一地区，且具有高度相似的种植背景，降雨、温度和海拔等环境因子对于叶功能性状的影响较小，在群落中，受高度变化影响最大的是林分密度，不同高度的林分密度，光照条件不同。因此，可以推测光照对叶功能性状的影响：灰木莲＞望天树＞观光木＞红锥。

比叶面积大小直接反映植物对光资源吸收和碳获取的能力，叶干物质含量可表征植物对养分的保存能力，这两个指标是植物对生境适应的关键叶性状（Bodegom et al., 2014）。随着高度的升高，四种乡土珍贵树种的比叶面积呈下降趋势，而比叶重呈上升趋势，在群落中，随着高度的增高，透光度增大，较高的小枝叶片具有较好的光照条件，比叶面积下降，这个结果与 Wright et al.（2004）研究结果相似。研究结果显示四种乡土珍贵树种的比叶面积和叶含水率：灰木莲＞望天树＞观光木＞红锥，说明比叶面积越大，叶片含水率越大，这是由于较高的比叶面积，光合效率较高，对水分的需求也越高，因此植物的叶含水率较高，这个结果与宋贺等人的研究相似（宋贺等, 2016）。叶干物质量越高，植物投入叶片建成的比例越高，叶片的耐受性越高，植物对养分的积累能力越强（程雯等，2019）。本研究中灰木莲和望天树的叶干物质量随着高度的变化呈显著差异，但变化趋势不同。灰木莲的叶干物质量随着采样高度的增大，呈现先增大后减小的趋势，而望天树则呈现逐渐减小的趋势，这反映出两种植物不同的养分分配策略，灰木莲中层的叶片产生的养分多用于叶片建成，上下两层的叶片养分多用于植株生长；而望天树则是下层叶片养分多用于叶片建成，上层多用于植株生长。

3.3 不同树龄的叶功能性状变异特征

据研究结果可知，随着树龄的变化，观光木，红锥，灰木莲和望天树等四种乡土珍贵树种的叶功能性状具有显著差异，且大于高度梯度上的变化，但没有明显规律。在本研究中，随着树龄的变化，只有红锥的比叶面积差异不显著，但红锥的叶干物质量却随着树龄的增大而增大，而呈现显著的变化趋势。一般而言，高的比叶面积和低的叶片干物质含量代表植物拥有高的捕光能力，能够快速获取养分，有利于提高植物的生产性能；低的比叶面积和高的叶干物质含量表示植物获取营养可能受阻（Wright et al., 2005）。说明红锥的生长随着树龄的增大而趋于稳定，光合作用所产生的养分多用于叶片建成，以提高叶片的耐受性。而其他三种植物的生长随着树龄的变化没有呈现明显的规律性，这可能是由于这三种植物在 3 个树龄段依然处于高速生长期，性状表现不稳定，它们的比叶面积均大于红锥，而叶干物质量却小于红锥，也证明了它们的叶片产生的养分更多地用于植株生长。比叶重指的是一定干物质投资所展开的捕光表面积数量，与植物的光拦截效率直接相关，可用来反映植物的碳获取策略，对植物的相对生长速率具有重要影响（Wilson et al., 1999）。本研究中，只有红锥的比叶重随树龄变化差异不显著，说明红锥的生长速率相对稳定，也映证了上文的观点。随着树龄的变化，四种乡土珍贵树种的叶功能性状中只有叶厚度和叶组织密度具有明显差异，但不具有明显的规律性，这可能是由于处于不同生长阶段的植株，受外部环境影响而采取的养分分配

策略不同，而叶厚度与叶组织密度的变化则是叶片随植株养分分配策略改变的外在表现，这两个性状对于外部环境变化所带来的影响较为敏感。

结合图 2 和图 3 可知，树龄对叶功能性状的影响大于高度对叶功能性状的影响。这可能是因为植物处于不同生长阶段，植物本身的需求不同，采取的生存策略有较大的差异。比如在幼龄阶段，植物需要快速生长从而提升自身对于环境的适应能力，所以幼树一般具有较大的比叶面积和较小的叶干物质量；而在成树阶段，植物叶片一般具有较低的比叶面积和较大的叶干物质量。且植物各功能性状之间存在关联性（见下文），因此，植物各功能性状随着树龄的变化会发生较大改变，而高度只对植物的部分功能性状有影响，且不同植物的生活习性不同，高度对其影响程度也不同。

3.4 植物叶功能性状相关分析

植物各功能性状不是独立发挥作用的，各性状间存在一定的相关性，通过一系列性状组合的调整和平衡以适应特定生境(Baraloto et al., 2010；Freschet et al., 2010)。叶片功能性状之间存在多种关联性，一系列叶片功能性状组合同时发生作用，以实现植物对环境的适应，这反映了植物对环境适应策略的趋同性(程雯等，2019)。

比叶面积和叶干物质量能够反映出植物利用资源效率，是植物适应各种生境的关键表现特征，具有重要的生态学意义。本研究中，比叶面积与叶干物质量呈显著负相关，这与 Wright et al. (2001)和 Roche et al. (2004)的研究一致。说明比叶面积较小，叶干物质量较高反映出植物具有较高的资源利用效率，体现了其对恶劣环境的适应性；而比叶面积较大，叶干物质量较小，则反映出植物对于资源的利用效率较低，对于不良环境的抵抗能力也较差(冯秋红等，2009)。叶干物质量与叶组织密度能够反映出植物用于叶片建成的养分投入，较大的叶干物质量和叶组织密度，说明植物光合作用产生的养分多用于叶片的构建，导致叶组织密度增大，叶片含水率降低，同时，叶片内部的水分向叶表面扩散的阻力增大，从而导致植物的抗旱性增强（Wilson et al., 1999; 王瑞丽等，2016）。这在本研究中再次得到验证，研究结果表明，叶干物质量与叶组织密度呈极显著正相关（$P<0.01$，下同），叶片含水率与叶干物质量均呈极显著负相关，与叶组织密度呈显著负相关（$P<0.05$，下同）。植物叶厚度对植物具有重要意义，叶片越厚，植物的储水能力越强，植物抗干旱的能力越强，反之，植物叶片越薄，植物储水能力越弱，植物抗干旱能力越弱。在本研究中，叶厚度与叶干物质量和叶片含水率相关性不显著，说明叶厚度的变化主要来自其余叶功能性状的影响。这可能是由于良凤江林场位于亚热带地区，气候湿润，气温较高，降雨充足，较适合植物生存，而叶干物质量是反映植物对恶劣环境的适应，且叶含水率与叶干物质量呈极显著负相关，因此，叶厚度不受叶干物质量和叶含水率直接影响。

植物功能性状之间的相关性是普遍存在的，植物功能性状之间的关系反映出植物适应环境的生存策略。不同的环境条件下，植物通过不同的功能性状组合适应环境，这形成了植物对环境的协同进化。

3.5 结论

植物功能性状的种内和种间变异是普遍存在的，影响功能性状变异的因素多种多样。本研究结果显示，在同一地区植物群落中，植物叶功能性状受高度和树龄的影响，不同的植物受影响程度不同。因此，良凤江林场在未来的营林过程中，结合不同树种，选择适当的营林策略，可以提高林木产量。比如红锥等受高度和树龄影响较小的树种，可以选择较大的种植密度，且各个树龄的植株可以混种，高低搭配；而灰木莲等高度和树龄影响较大的树种，则需要选择相对较小的种植密度，且一个林分最好保持相同的树龄。本研究中，植物各功能性状之间存在一定的相关性，彼此相互协调适应环境的变化，这一结果也进一步证实植物叶性状之间的相关关系是陆地生态系统植物特征的一般规律。本研究主要测定了植物的叶功能性状，进一步的研究还需结合样地土壤等环境因素做深入分析，探索该地区植物叶功能性状的

环境影响因素。

参考文献：

ALBERT CH, THUILLER W, YOCCOZ NG, et al., 2010. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation[J]. J Ecol, 98(3): 604-613.

BODEGOM PMV, DOUMA JC, VERHEIJEN LM, 2014. A fully traits-based approach to modeling global vegetation distribution[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 111(38): 13733-13738.

BARALOTO C, PAINE CET, POORTER L, et al., 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees[J]. Ecol Lett, 13(11): 1338-1347

CORNWELL WK, ACKERLY DD, 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California[J]. Ecol Monogr, 79(1): 109-126.

CHENG W, YU YH, XIONG KN, et al., 2019. Leaf functional traits of dominant species in karst plateau-canyon areas[J]. Guihaia, 39(8): 1039-1049. [程雯，喻阳华，熊康宁，等, 2019. 喀斯特高原峡谷优势种叶片功能性状分析[J]. 广西植物, 39(8):1039-1049.]

FAJARDO A, PIPER FI, 2018. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile[J]. New Phytol, 189(1): 259-271.

FRESCHER GT, CORNELISSEN JHC, LOGTESTIGN RSPV, et al., 2010. Evidence of the ‘plant economics spectrum’ in a subarctic flora[J]. J Ecol, 98(2): 362-373.

FENG QH, SHI ZM, DONG LL, et al., 2009. Functional Traits of Deciduous Trees and Their Relationships with Meteorological Factors in NSTEC[J]. Chin J Agrometeorol, 30(1): 79-83. [冯秋红，史作民，董莉莉，等, 2009. 南北样带落叶乔木功能性状及其与气象因子的关系[J]. 中国农业气象，30(1):79-83.]

JACKSON BG, PELZER DA, WARDLE DA, et al., 2013. The within-species leaf economic spectrum does not predict leaf litter decomposability at either the within-species or whole community levels[J]. J Ecol, 101(6): 1409-1419.

JUNG V, ALBER CH, VIOLLE C, et al., 2014. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events[J]. J Ecol, 102(1): 45-53.

LIU XJ, MA KP, 2015. Advances in plant functional traits[J]. Sci Sin Vit, 45(4): 325-339. [刘晓娟, 马克平, 2015. 植物功能性状研究进展[J]. 中国科学:生命科学, 45(4):325-339.]

LIU JH, ZENG DH, LEE DK, 2006. Leaf characters and their relationships of major plants in the southeastern part of horqin sandy land[J]. Chin J Ecol, 25(8): 921-925. [刘金环, 曾德慧, DonKoo LEE, 2006. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系[J]. 生态学杂志, 25(8):921-925.]

LIU RH, LIANG SC, HUANG DL, et al., 2018. Cross-scale variation of functional traits of woody plants along the riverbank of the Lijiang river[J]. Acta Ecol Sin, 43(1): 16-26. [刘润红, 梁士楚, 黄冬柳, 等, 2018. 漓江河岸带木本植物功能性状跨尺度变异研究[J]. 生态学报, 43(1):16-26.]

MAO W, LI YL, ZHANG TH, et al., 2012. Overview of plant leaf traits in ecology at different scales[J]. J Desert Res, 32(1): 33-41. [毛伟, 李玉霖, 张铜会, 等, 2012. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述[J]. 中国沙漠, 32(1):33-41.]

MA JM, ZHANG XJ, LIANG SC, et al., 2012. Study on leaf characteristics of common plants in Yaoshan, Guilin[J]. J Guangxi Norm Univ (Nat Sci Ed), 30(1): 77-85. [马姜明, 张秀珍, 梁士楚, 等. 2012. 桂林尧山常见植物叶片性状研究[J]. 广西师范大学学报(自然科学版),

30(1):77-82.]

MESSIER J, MCGILL BJ, LECHOWICA MJ, 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology[J]. Ecol Lett, 13(7): 838-848.

MEI S, KUN T, YUN Z, et al., 2017. Research on leaf functional traits and their environmental adaptation[J]. Plant Sci J, 35(6): 940-949.

PAINI CET, BARALOTO C, CHAVE J, et al., 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests[J]. Oikos, 120(5): 720-727.

QI DH, WANG ZM, Y SS, et al., 2015. Trait-based responses and adaptation of *Artemisia sacrorum* to environmental changes[J]. Chin J Appl Ecol, 26(7): 1921-1927.［戚德辉, 温仲明, 杨士梭, 等, 2015. 基于功能性状的铁杆蒿对环境变化的响应与适应[J]. 应用生态学报, 26(7):1921-1927.］

ROCHE P, DIAZBURLINSON N, GACHET S, 2004. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: Which traits are the more reliable?[J]. Plant Ecol, 174(1): 37-48.

SONG H, YU HY, CHEN YT, et al., 2016. Leaf economics spectrum among different plant functional types in Beijing Botanical Garden, China[J]. Chin J Appl Ecol, 27(6): 1861-1869.［宋贺, 于鸿莹, 陈莹婷, 等, 2016. 北京植物园不同功能型植物叶经济谱[J]. 应用生态学报, 27(6):1861-1869.］

VENDRAMINI F, SANDRA D, GURVICH DE, et al., 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species[J]. New Phytol, 154(1): 147-157.

WESTOBY M, 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme[J]. Plant Soil, 199(2): 213-227.

WILSON PJ, THOMPSON K, HODGSON JG, 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. New Phytol, 143(1): 155-162.

WRIGHT IJ, REICH PB, CORNELISSEN JHC, et al., 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate[J]. Global Ecol Biogeogr, 14(5): 411-421.

WRIGHT IJ, REICH PB, JOHANNES HC, et al., 2005. Assessing the generality of global leaf trait relationships[J]. New Phytol, 166(2): 485-496.

WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 428(6985): 821-827.

WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content be-tween species of high and low-rainfall, and high and low-nutrient habitats[J]. Funct Ecol, 15(4): 423-434.

WANG RL, YU GR, HE NP, et al., 2016. Altitudinal variation in the covariation of stomatal traits with leaf functional traits in Changbai Mountain[J]. Acta Ecol Sin, 36(8): 2175-2184.［王瑞丽，于贵瑞，何念鹏，等，2016. 气孔特征与叶片功能性状之间关联性沿海拔梯度的变化规律-以长白山为例[J]. 生态学报，36(8):2175－2184.］

XIONG MH, 2015. Correlation and differentiation law of plant functional traits in tropical cloud forest in hainan[D]. Haikou: Hainan University.［熊梦辉，2015. 海南热带云雾林植物功能性状的关联及分异规律[D]. 海口:海南大学.］

ZHANG X, WANG ZN, LU JY, et al., 2016. Responses of leaf traits to drought at different growth stages of alfalfa[J]. Acta Ecol Sin, 36(9): 2669-2676.［张曦, 王振南, 陆姣云, 等, 2016. 紫花苜蓿叶性状对干旱的阶段性响应[J]. 生态学报，36(9):2669-2676.］